家蚕味觉电生理反应的个体差异

崔为正[1]，牟志美[1]，王彦文[1]，徐俊良[2]
（1. 山东农业大学林学院蚕学系，泰安 271018；2. 浙江大学动物科学学院蚕学系，杭州 310029）

摘要：为探讨家蚕 *Bombyx mori* 人工饲料饲养发育不齐的生理原因，从同一蚕品种中挑选出对人工饲料摄食性不同的个体，用电生理学方法测定了下颚瘤状体味觉感器对4种代表性物质（蔗糖、肌醇、大豆粉提取物和柠檬酸）的电生理反应。结果表明，栓锥感器 Ss-Ⅰ对蔗糖等促食物质的反应以及栓锥感器 Ss-Ⅱ对大豆粉提取物等阻食物质的反应，均存在明显的个体差异。在临界浓度下，低摄食性个体的放电脉冲频率显著高于高摄食性个体。说明低摄食性蚕的味觉反应比高摄食性蚕敏感。

关键词：家蚕；味觉电生理反应；人工饲料；摄食性
中图分类号：S881.2 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296（2002）01-0041-06

Individual differences in gustatory electrophysiological responses of the silkworm, *Bombyx mori*

CUI Wei-Zheng[1]，MU Zhi-Mei[1]，WANG Yan-Wen[1]，XU Jun-Liang[2]（1. Sericulture Department of Forestry College，Shandong Agriculture University，Taian 271018，China；2. Sericulture Department of Animal Science College，Zhejiang University，Hangzhou 310029，China）

Abstract：In order to reveal the physiological causes of allometric development of the silkworm，*Bombyx mori* reared with artificial diet，individuals with different acceptance of the artificial diet were selected from a variety. Their physiological responses of the gustatory organ on the maxillary tubercle to four representative components（sucrose，inositol，soybean extract，citric acid）were measured electrophysiologically. The results showed that there were individual differences in the responses of sensillum styloconicum Ss-I to the feeding stimulants（sucrose *etc*.）and sensillum styloconicum Ss-Ⅱ to the feeding deterrent（soybean extract *etc*.）. At the critical concentration，the discharge frequencies of electric pulse in low feeding individuals were significantly higher than that in high feeding individuals. It showed that the gustation of low feeding silkworms was more sensitive than the high feeding ones.

Key words：*Bombyx mori*；gustatory electrophysiological responses；artificial diet；feeding habit

用人工饲料养蚕具有桑叶饲养无法比拟的优越性，是今后养蚕业发展的方向，但普通蚕品种对人工饲料的摄食性较差，导致群体发育不齐，淘汰率高，是人工饲料养蚕实用化的主要技术障碍。有关研究证明，家蚕 *Bombyx mori* 对人工饲料的摄食性，因品种不同而有很大差异（水沢久成，1980；中国农业科学院蚕业研究所，1982）。我们发现，即使在同一品种内，个体之间的食性差异也十分显著，这是导致人工饲料饲育的蚕群体发育不齐的重要原因（崔为正等，1998）。但造成这种差异的内在生理机制尚不清楚。

在家蚕人工饲料实用配方中，蔗糖、肌醇、脱脂大豆粉和柠檬酸都是必不可少的成分，其中蔗糖和肌醇不仅是作为营养物质，更重要的是作为摄食刺激物质用来刺激蚕的取食（石川诚男等，1963；崔为正等，1998）。脱脂大豆粉是人工饲料的主要蛋白源，但大豆粉中含有抑制蚕摄食的因子；柠檬酸为调节饲料 pH 值所必需，但其对蚕的摄食也有抑制作用。因此认为，大豆粉和柠檬酸是家蚕人工饲料中的主要阻食性因子（平尾常男，1978；崔为正等，1998，1999a）。

一般认为，昆虫的食性是由多种内外因素决定的，其中味觉在食物选择过程中起着关键作用（钦俊德，1987）。石川等用电生理学方法查明，家蚕

基金项目 Foundation item：山东农业大学博士基金资助项目 Shandong Agricultural University Ph. D. Fund.
第一作者简介：崔为正，男，1961年8月生，汉族，山东省莒县人，博士，教授，主要进行家蚕人工饲料及其摄食性的研究，E-mail：wzcui88@163.com
收稿日期 Received：2000-03-20；接受日期 Accepted：2000-07-30

下颚瘤状体上的两个栓锥感器［靠近下颚须一侧的 Ss-Ⅰ（sensillum styloconicum Ⅰ）和远离下颚须的 Ss-Ⅱ（sensillum styloconicum Ⅱ）］是主要的味觉感器，二者各有不同的感受谱（石川诚男等，1963）。朝冈和矢沢等报道，广食性蚕品种与普通品种相比，其味觉电生理反应存在显著差异（朝冈洁，1996；矢沢盈男等，1991）。

本研究从同一蚕品种中挑选出对人工饲料摄食性不同的个体，用电生理学方法测定了对上述 4 种代表性物质（蔗糖、肌醇、大豆粉提取物及柠檬酸）的味觉反应，旨在探讨家蚕食性个体差异的生理机制，以加深对家蚕食性的认识，同时也可为培育适应于人工饲料饲育的蚕品种、改进饲料配方、提高摄食性等提供新的依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

人工饲料：基本组成为桑叶粉 33.0%、脱脂大豆粉 23.0%、玉米粉 32.9%、蔗糖 5.0%、柠檬酸 2.5%、没食子酸 0.5%、山梨酸 0.3%、维生素 C 1.0%、维生素 B 混合物 0.3%（其中肌醇 0.16%）及无机盐混合物 1.5%。调制时加水 2 倍，100℃隔水蒸煮 50 min，冷却备用。

家蚕：供试蚕品种为菁松，收蚁蚕后用人工饲料常规饲养 24 h，从中挑选出摄食性好的正常疏毛个体（以下称高摄食性蚕）和不取食个体（以下称低摄食性蚕），均用桑叶饲养至 5 龄起蚕供试。

1.2 下颚瘤状体栓锥感器的电生理反应测定

1.2.1 测试材料的处理：取饥饿 10 h 左右的 5 龄起蚕，剪下头部，用镊子伸入头部破坏其肌肉，轻压下唇基部使下颚伸展，立即供试。

1.2.2 测试液的配制：称取蔗糖、肌醇、大豆粉提取物（崔为正等，1999a）、柠檬酸等待测物质，用 0.1 mol/L NaCl 水溶液分别配制成不同浓度的测试液。

1.2.3 测定方法：利用安装在 586 微机上的 MS302 生物信号记录分析系统，以顶端记录法测定（石川诚男等，1963；严福顺等，1993）。在解剖镜下，借助于微动操作装置，将玻璃微电极套入下颚瘤状体栓锥感器的端部，以刺激感受细胞放电，并用微机记录放电信号。根据前人的有关研究，家蚕栓锥感器 Ss-Ⅰ和 Ss-Ⅱ对本试验采用的 4 种刺激物质的电生理反应的电位均超过 ±15 μV（石川诚男等，1963；平尾常男，1978），而本试验中仪器噪声为 ±5～10 μV，对照溶剂（即 0.1 mol/L NaCl 溶液）信号也不超过 ±10 μV。所以，本试验在统计放电脉冲频率时，仅统计超过 ±15 μV 的脉冲作为有效信号（由测试系统自动统计），最后对记录信号通过微机进行处理，取刺激开始 3～4 s 后的 1.5 s 左右的放电信号用打印机输出。测定在 25～28℃下进行。

1.2.4 测定数据的统计分析：每次测定重复 10 头蚕，统计放电脉冲频率的平均值。用 *F* 测验比较高摄食性蚕和低摄食性蚕对相同浓度的同一物质电生理反应的差异显著性。

2 结果

2.1 不同摄食性蚕栓锥感器 Ss-Ⅰ对蔗糖的电生理反应

测定结果见图 1 和表 1。对人工饲料摄食性差的低摄食性蚕与摄食性好的高摄食性蚕，其 Ss-Ⅰ对 10^{-2} mol/L 以上浓度的蔗糖溶液均有不同程度的反应，而且低摄食性蚕的发放频率极显著地高于高摄食性蚕。但浓度降低到 10^{-3} mol/L 时，放电反应已很微弱（超过 ±15 μV 的信号）。这说明低摄食性蚕的蔗糖感受细胞比高摄食性蚕敏感。

表 1 蔗糖刺激不同摄食性蚕 Ss-Ⅰ的放电脉冲频率*

Table 1 The discharge frequencies of electric pulse of Ss-Ⅰ from silkworms with different acceptance to the artificial diet stimulated by sucrose

蔗糖浓度（mol/L）Sucrose concentration	低摄食性蚕脉冲频率（次/s）Pulse frequency of low feeding silkworms（times/s）	高摄食性蚕脉冲频率（次/s）Pulse frequency of high feeding silkworms（times/s）
10^{-1}	25.3 ± 4.6 A	9.0 ± 2.1 B
10^{-2}	13.1 ± 1.2 A	6.7 ± 2.6 B
10^{-3}	4.3 ± 1.7 a	2.7 ± 0.8 a

* 表中数据为平均值 ± 标准差，数据后面的大写字母表示 1% 差异显著性，小写字母表示 5% 差异显著性；表 2～4 同

The data in the table indicate means ± *SD*. The capital letter follwing the data shows a difference at significance of 1%, and the small letter shows the difference at significance of 5%. The same for table 2 to 4

2.2 不同摄食性蚕栓锥感器 Ss-Ⅰ对肌醇的电生理反应

测定结果（图 2 与表 2）表明，不同摄食性蚕的 Ss-Ⅰ对肌醇的反应与对蔗糖的反应相似，临界剂量也在 10^{-3} mol/L 左右，但发放频率和电位都比用蔗糖刺激时高。刺激液的浓度为 10^{-2} mol/L 时，

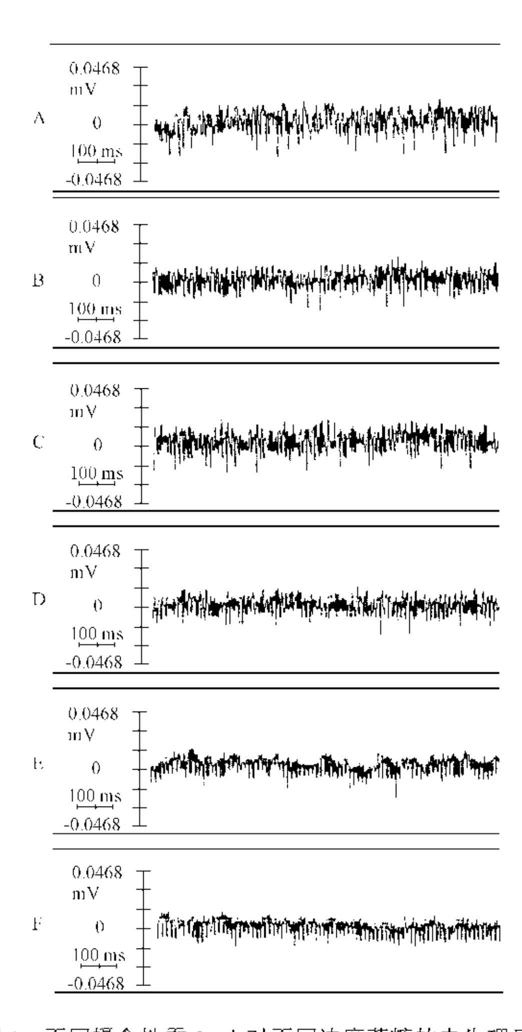


图 1　不同摄食性蚕 Ss-Ⅰ对不同浓度蔗糖的电生理反应

Fig. 1　The electrophysiological responses of Ss-Ⅰ of silkworms with different acceptance to the artificial diet to the different concentrations of sucrose

A. 低摄食性蚕，10^{-1} mol/L（low feeding habit，10^{-1} mol/L）；B. 高摄食性蚕，10^{-1} mol/L（high feeding habit，10^{-1} mol/L）；C. 低摄食性蚕，10^{-2} mol/L（low feeding habit，10^{-2} mol/L）；D. 高摄食性蚕，10^{-2} mol/L（high feeding habit，10^{-2} mol/L）；E. 低摄食性蚕，10^{-3} mol/L（low feeding habit，10^{-3} mol/L）；F. 高摄食性蚕，10^{-3} mol/L（high feeding habit，10^{-3} mol/L）

表 2　肌醇刺激不同摄食性蚕 Ss-Ⅰ的放电脉冲频率

Table 2　The discharge frequencies of electric pulse of Ss-Ⅰ from silkworms with different acceptance to the artificial diet stimulated by inositol

肌醇浓度（mol/L）Inositol concentration	低摄食性蚕脉冲频率（次/s）Pulse frequency of low feeding silkworms（times/s）	高摄食性蚕脉冲频率（次/s）Pulse frequency of high feeding silkworms（times/s）
10^{-1}	38.1 ± 4.8 a	39.2 ± 5.7 a
10^{-2}	34.0 ± 5.3 A	14.8 ± 3.3 B
10^{-3}	13.5 ± 2.4 a	11.7 ± 3.0 a

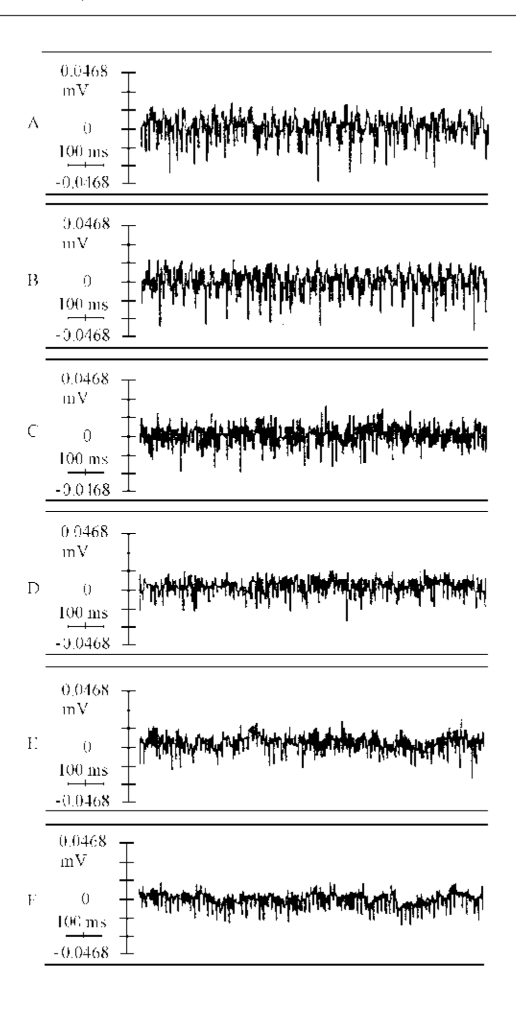


图 2　不同摄食性蚕 Ss-Ⅰ对不同浓度肌醇的电生理反应

Fig. 2　The electrophysiological responses of Ss-Ⅰ of silkworms with different acceptance to the artificial diet to the different concentrations of inositol

A. 低摄食性蚕，10^{-1} mol/L（low feeding habit，10^{-1} mol/L）；B. 高摄食性蚕，10^{-1} mol/L（high feeding habit，10^{-1} mol/L）；C. 低摄食性蚕，10^{-2} mol/L（low feeding habit，10^{-2} mol/L）；D. 高摄食性蚕，10^{-2} mol/L（high feeding habit，10^{-2} mol/L）；E. 低摄食性蚕，10^{-3} mol/L（low feeding habit，10^{-3} mol/L）；F. 高摄食性蚕，10^{-3} mol/L（high feeding habit，10^{-3} mol/L）

低摄食性蚕与高摄食性蚕的发放频率存在极显著差异。

2.3　不同摄食性蚕栓锥感器 Ss-Ⅱ对大豆粉提取物的电生理反应

脱脂大豆粉中含有抑制家蚕摄食的因子，其中大豆粉提取物 e（e 为提取物的编号，详见文献：崔为正等，1999a）对家蚕摄食就有很强的抑制作用，Ss-Ⅱ中存在感受这种物质的受体细胞。由图 3、表 3 可见，不同摄食性蚕对 1% 的大豆粉提取物 e 溶液均具有强烈的反应，而且在 3 种浓度下低

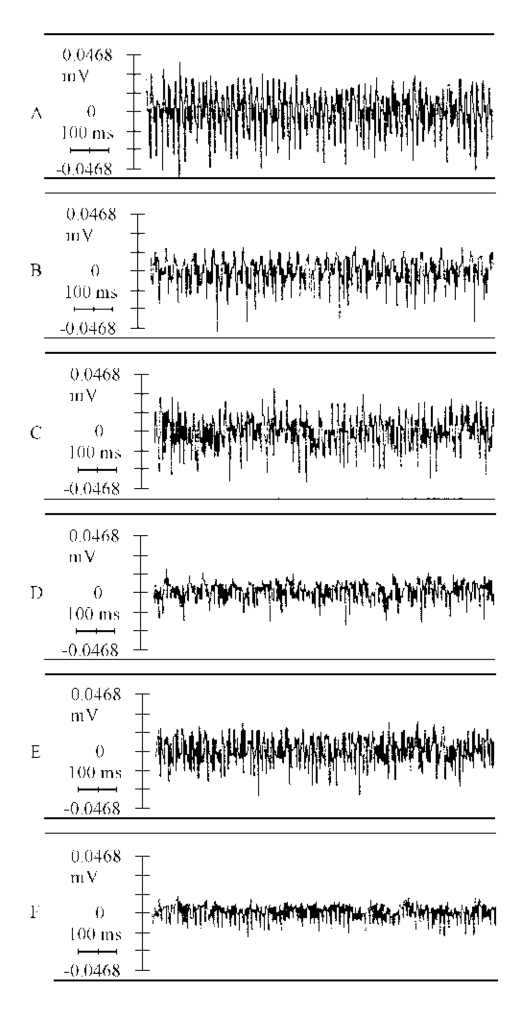


图3 不同摄食性蚕 Ss-Ⅱ对大豆粉提取物 e 的电生理反应

Fig. 3 The electrophysiological responses of Ss-Ⅱ of silkworms with different acceptance to the artificial diet to the extract e from soybean meal

A. 低摄食性蚕，1%浓度（low feeding habit，1% concentration）；B. 高摄食性蚕，1%浓度（high feeding habit，1% concentration）；C. 低摄食性蚕，0.2%浓度（low feeding habit，0.2% concentration）；D. 高摄食性蚕，0.2%浓度（high feeding habit，0.2% concentration）；E. 低摄食性蚕，0.05%浓度（low feeding habit，0.05% concentration）；F. 高摄食性蚕，0.05%浓度（high feeding habit，0.05% concentration）

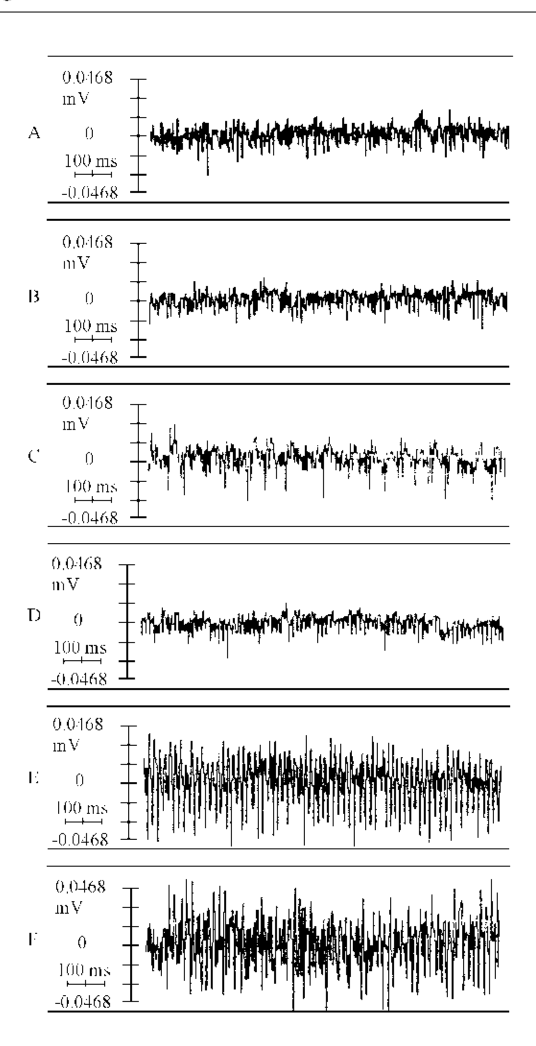


图4 不同摄食性蚕 Ss-Ⅱ对不同浓度柠檬酸的电生理反应

Fig. 4 The electrophysiological responses of Ss-Ⅱ of silkworms with different acceptance to the artificial diet to the different concentrations of citric acid

A. 低摄食性蚕，10^{-1} mol/L（low feeding habit，10^{-1} mol/L）；B. 高摄食性蚕，10^{-1} mol/L（high feeding habit，10^{-1} mol/L）；C. 低摄食性蚕，10^{-2} mol/L（low feeding habit，10^{-2} mol/L）；D. 高摄食性蚕，10^{-2} mol/L（high feeding habit，10^{-2} mol/L）；E. 低摄食性蚕，10^{-3} mol/L（low feeding habit，10^{-3} mol/L）；F. 高摄食性蚕，10^{-3} mol/L（high feeding habit，10^{-3} mol/L）

摄食性蚕的发放频率均极显著地高于高摄食性蚕，当浓度降低到0.05%时，高摄食性蚕的发放已很微弱，而低摄食性蚕仍有较高的放电脉冲频率发生。由此可见，家蚕对阻食物质的味觉感受性，也以低摄食性个体较为敏感。

2.4 不同摄食性蚕栓锥感器 Ss-Ⅱ对柠檬酸的电生理反应

测定结果见图4和表4。Ss-Ⅱ对柠檬酸的电生理反应比较特殊，在较高浓度和低浓度下，发放频

表3 大豆粉提取物 e 刺激不同摄食性蚕 Ss-Ⅱ的放电脉冲频率

Table 3 The discharge frequencies of electric pulse of Ss-Ⅱ of silkworms with different acceptance to the artificial diet stimulated by the extract e from soybean meal

提取物 e 浓度（%） Extract e concentration	低摄食性蚕脉冲频率（次/s） Pulse frequency of low feeding silkworms（times/s）	高摄食性蚕脉冲频率（次/s） Pulse frequency of high feeding silkworms（times/s）
1.00	51.7 ± 5.4 A	29.8 ± 5.3 B
0.20	50.3 ± 4.2 A	25.4 ± 2.5 B
0.05	45.8 ± 6.8 A	9.3 ± 1.8 B

率和强度均较低，但不同摄食性蚕有一定差异，尤其在 10^{-2} mol/L 时差异最大；柠檬酸浓度为 10^{-3} mol/L 左右时，感受细胞的反应最为强烈，但此时不同摄食性蚕无明显差异。在前文中已报道，柠檬酸对家蚕摄食反应的影响，也是以饲料中含 4% 左右的中等剂量时抑制作用最强，高于或低于这一剂量抑制性均相应减弱，但不同摄食性蚕的摄食反应差异增大（崔为正等，1998）。本试验测得的味觉细胞的电生理反应特性与其表现出相同的趋势。

表 4 柠檬酸刺激不同摄食性蚕 Ss-Ⅱ 的放电脉冲频率

Table 4 The discharge frequencies of electric pulse of Ss-Ⅱ from silkworms with different acceptance to the artificial diet stimulated by citric acid

柠檬酸浓度（mol/L）Citric acid concentration	低摄食性蚕脉冲频率（次/s）Pulse frequency of low feeding silkworms（times/s）	高摄食性蚕脉冲频率（次/s）Pulse frequency of high feeding silkworms（times/s）
10^{-1}	14.2 ± 1.5 a	11.6 ± 2.1 b
10^{-2}	20.7 ± 1.9 A	11.7 ± 1.4 B
10^{-3}	96.9 ± 11.5 a	98.7 ± 9.8 a
10^{-4}	8.4 ± 0.7 a	7.0 ± 2.2 a

3 讨论

综合以上试验结果说明，家蚕同一品种中对人工饲料摄食性不同的个体，在味觉敏感性方面存在着量的差异，对促食物质和阻食物质的感受性均是低摄食性蚕比高摄食性蚕敏感。我们在另外的试验中还发现，蚕的嗅觉反应也存在个体差异，凡是对桑叶或人工饲料嗅觉敏感、正趋性强的个体，对人工饲料的摄食性也较好（崔为正等，1999b）。这些试验结果为阐明家蚕食性的个体差异及对人工饲料的摄食机理提供了感觉生理上的直接证据。

关于家蚕品种之间的食性差异已有较多研究。浜野认为，对人工饲料适应性好的品种，对阻食因子的耐受性较高；适应性差的品种，则对阻食因子较为敏感，并且主要由阻食因子决定摄食性（浜野国勝等，1986）。朝冈和矢沢等用电生理学方法测定表明，广食性品种的味觉敏感性比普通品种低，尤其是对苦味物质的感受阈值大大高于普通品种，最大相差 4 个数量级，是“苦味盲”；对蔗糖、肌醇等促食物质的感受阈值也高于普通品种（朝冈洁，1996；矢沢盈男等，1991）。本试验测定的为同一品种中个体之间的味觉敏感性差异，虽比以上报道的品种之间的差异要小，但它们在味觉生理上是一致的，即对人工饲料摄食性好的蚕味觉反应敏感，摄食性差的蚕味觉相对迟钝。

但需要指出的是，家蚕对其天然寄主——桑叶均具有良好的摄食性，品种之间和个体之间均不存在明显的差异，这是长期适应和进化的结果。蚕的食性差异只有在取食人工饲料或非桑植物时才表现出来。到目前为止，尚未有任何一种人工饲料的综合养蚕成绩达到桑叶的水平，影响养蚕效果的不只是营养成分的差异，更重要的是饲料的口味，它决定于饲料的物理性状和化学组成，特别是人工饲料中存在的而桑叶中没有的阻食性因子，如脱脂大豆粉和柠檬酸等，可能是决定家蚕摄食性的关键因素。而且低摄食性的蚕对其较为敏感，而高摄食性蚕的耐受性相对较强，尽管低摄食性蚕对蔗糖、肌醇等促食物质的敏感性也较高，可在一定程度上掩盖阻食物质的不良影响。但从本试验测定的结果来看，阻食性物质刺激 Ss-Ⅱ 所发生的放电脉冲频率和强度远高于促食性物质刺激 Ss-Ⅰ 所产生的放电脉冲，这暗示家蚕对阻食性物质比对促食性物质更加敏感。前文中关于摄食反应的试验结果也证明，阻食性因子对摄食反应的影响远大于促食性因子（崔为正等，1998）。所以，家蚕对人工饲料的摄食性，主要决定于对阻食物质的耐受性。由于低摄食性蚕味觉敏感性高，耐受性差，致使取食量减少，生长发育迟缓，并导致群体发育不齐。

据此，家蚕人工饲料配方的改良，首先应设法除去阻食性因子或寻找阻食作用弱的替代品，同时要增加促食性物质，这是提高蚕的摄食性和发育整齐度的重要途径。另外，在选育人工饲料适应性蚕品种时，可在人工饲料中人为添加阻食性物质，以增加个体差异和选择系数，从而加快育种效率。

参 考 文 献 （References）

Asaoka K，1996. Mechanism of feeding habit abnormal of silkworm *Bombyx mori*—bitter ageusia. *Heredity*（*Jpn*），50（4）：72～79.［朝冈洁，1996. カイコの食性异常のメカニズム——苦味物质の选択的味盲. 遗伝，50（4）：72～79］

Cui W Z，Xu J L，Wu X F，1998. Studies on individual differences of silkworm in feeding responses. *Acta Seric. Sin.*，24（2）：75～80.［崔为正，徐俊良，吴小锋，1998. 家蚕摄食反应的个体差异研究. 蚕业科学，24（2）：75～80］

Cui W Z，Wang Y W，Xu J L *et al.*，1999a. Inhibiting mechanism and physicochemical properties of eating repellent factor

to silkworm in soybean meal. *Acta Seric. Sin.*, 25 (2): 102~107. [崔为正，王彦文，徐俊良等，1999a. 大豆粉中家蚕忌避因子的阻食机理及理化性质研究. 蚕业科学，25 (2): 102~107]

Cui W Z, Li W G, Xu J L *et al.*, 1999b. Effect of sensory organs extirpating partly on the artificial diet feeding habit to silkworm (*Bombyx mori*). *Bull. Seric.*, 30 (3): 15~17. [崔为正，李卫国，徐俊良等，1999b. 桑蚕摘除部分感受器对人工饲料摄食性的影响. 蚕桑通报，30 (3): 15~17]

Hamano K, Miyazawa K, Mukaiyama F, 1986. Recial difference in the feeding habit of the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Seric. Sci. Jpn*, 55 (1): 68~72. [浜野国勝，宫沢清，向山文雄，1986. カイコにおける食性の品种间差异. 日本蚕幺学杂谂，55 (1): 68~72]

Hirao T, 1978. Gustatory and feeding responses to the artificial diet in the silkworm, *Bombyx mori*. Ⅱ: The effect of feeding deterrents. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 47 (3): 186~192. [平尾常男，1978. カイコの人工饲料に□する味觉と摄食. Ⅱ. 摄食抑制要因. 日本蚕幺学杂谂，47 (3): 186~192]

Ishikawa S, Hirao T, 1963. Electrophysiological studies of taste sensation in the larvae of the silkworm, *Bombyx mori*: responsiveness of sensilla styloconica on the maxilla. *Bull. Sericul. Exp. Sta.*, 18 (5): 298~357. [石川诚男，平尾常男，1963. 家蚕幼虫の味觉に关する电気生理学的研究: 小腮のSensilla styloconicaの感受性. 蚕幺试验场报告，18 (5): 297~357]

Mizuzawa K, 1980. Artificial diet rearing of parent silkworm. *Seric. Sci. Tech.*, 19 (2): 42~45. [水沢久成，1980. 原蚕の人工饲料育. 蚕幺科学と技术，19 (2): 42~45]

Qin J D, 1987. Relationships between Insect and Plant —On the Interaction and Evolution of Insect and Plant. Beijing: Science Press. 120~129. [钦俊德，1987. 昆虫与植物的关系——论昆虫与植物的相互作用及其演化. 北京: 科学出版社. 120~129]

Research Groups of Silkworm Physiology and Silkworm Germplasm Resources Sericultural Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, 1982. A survey of the adaptability of different races of parent silkworm (*Bombyx mori* L.) to artificial diet—tests on the ingestion of hatching larvae. *Acta Seric. Sin.*, 8 (3): 167. [中国农业科学院蚕业研究所病理生理研究室生理组、蚕品种资源研究室资源组，1982. 家蚕不同原蚕品种对人工饲料的适应性调查——蚁蚕摄食试验. 蚕业科学，8 (3): 167]

Yan F S, Schoonhoven L M, 1993. Electrophysiological responses of the maxillary sensilla styloconica of large white butterfly larvae to polygodial. *Acta Entomol. Sin.*, 36 (1): 1~7. [严福顺，Schoonhoven L M，1993. 大菜粉蝶幼虫外颚叶味觉感器对蓼二醛的电生理反应. 昆虫学报，36 (1): 1~7]

Yazawa M, Hirao T, Arao N *et al.*, 1991. Feeding and gustatory responses in the "polyphagous strains" of the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 60 (5): 363~371. [矢沢盈男，平尾常男，荒井成彦ら，1991. "広食性蚕"の摄食反□と味觉麻答. 日本蚕幺学杂志，60 (5): 363~371]